云 南 植 物 研 究 1999, 21 (3): 303 ~ 308
Acta Botanica Yunnanica

国产蔷薇科绣线菊亚科的花粉形态*

周丽华 韦仲新 吴征镒
(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 本文报道了国产蔷薇科绣线菊亚科 (Spiraeoideae) 8 属 9 种植物花粉形态。该亚科花粉近球形, 极面观三裂圆形。花粉通常较小, 最小花粉见于 *Spiraea purpurea*, 为 14.87 (12.75 ~ 16.58) μm × 15.17 (12.75 ~ 17.34) μm, 其中 *Physocarpus amurensis* 的花粉比较大, 为 27.97 (19.89 ~ 38.25) μm × 30.91 (26.77 ~ 33.66) μm。三孔沟, 内孔为长方形, 部分种内孔明显外突。沟较长, 两端较窄, 在 *Physocarpus amurensis* 观察到合沟现象。合沟出现时通常三沟在一极汇合, 在另一极常不汇合。花粉外壁具穴状、条纹 - 穴状、条纹 - 网状、条纹状等数种纹饰。迄今为止, 在 Rosaceae 观察到的所有花粉外壁纹饰中, 除较为特化的刺状纹外, 其余纹饰在该亚科均存在。在 Rosaceae 所有的花粉外壁纹饰中, 穴状纹饰可能是较为原始的类型, 条纹状 - 网状和条纹状依次是较为进化的, 而刺状是最进化的纹饰。在 *Spiraea* 中, 外壁纹饰有相对进化的条纹 - 网状和条纹状, 然而未观察到穴状这一最原始类型, 这表明该属及其属下种的分化程度可能较高。但因 *Spiraea* 所含种数较大, 这一推论有待进一步深入论证。此外, 花粉形态特征支持 Takhtajan (1997) 关于 Spiraeoideae 亚科下族与属的排序。
关键词 蔷薇科, 绣线菊亚科, 花粉形态
分类号 Q 944

Pollen Morphology of Spiraeoideae in China (Rosaceae)

ZHOU Li - Hua, WEI Zhong - Xin, WU Zheng - Yi
(*Kunming Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract The pollen morphology of Spiraeoideae (Rosaceae) including the genera *Spiraea*, *Sibiraea*, *Aruncus*, *Sorbaria*, *Physocarpus*, *Neillia and Stephanandra* in China was reported in this paper. All the pollen grains are tricolporate, the shapes are subspheroidal to spheroidal. The pollen grains are small, the smallest one was observed in *Spiraea purpurea* with the size of 14.87(12.75 ~ 16.58)μm × 15.17(12.75 ~ 17.4)μm, while the biggest one was observed in *Physocarpus amurensis* with the size of 27.97(19.89 ~ 38.25)μm × 30.91(26.77 ~ 33.66)μm. Amb is 3 - lobed circular in common but syncolpolate was observed in *Physocarpus amurensis*. The colpi are usually long but narrowed in two ends. The ora form rectangle. Sculptural types of the subfamily Spiraeoideae include foveolate, striate - foveolate, striate-reticulate, and striate. All the sculptural types in Rosaceae were observed except spinulate type. The foveolate type may be the most primitive pollen sculpture in Rosaceae, while the types of striate and striate-reticulate are more advanced. The pollen sculpture is either striate-reticulate or striate in the genus *Spiraea* without foveolate,

* 中国科学院生物科学与技术研究特别支持费、中国科学院资环局 KZ951 - AI - 1014 - 03 - 03 项目资助课题
1998 - 09 - 07 收稿, 1998 - 10 - 26 接受发表

which shows that the degree of differentiation is rather high in *Spiraea*. The pollen morphology supports the arrangement of tribes and genera in subfamily Spiraeoideae given by A. Takhtajan in 1997.
Key words Rosaceae, Spiraeoideae, Pollen morphology

绣线菊亚科（Spiraeoide）是Rosaceae的重要类群，其大部分种具有观赏价值，得到广泛栽培。更为重要的是，本亚科是研究Rosaceae系统演化极为关键的类群，不少观点认为Rosaceae内的其余类群均由Spiraeaoideae或类似Spiraeaoideae的祖先类群演化而来。同时Rosaceae与其它植物类群的联系都是通过Spiraeoideae的类群来完成的，如一种观点认为Rosaceae通过Spiraeoideae中的Quillajeae与五桠果亚纲中的Dilleniaceae相联系（陆玲娣，1996；俞德浚，1984；Hutchinson，1964.）；另一种观点认为Rosaceae通过Spiraeoideae中的最原始类群同虎耳草目（Saxifragales）中的Cunoniaceae相联系（Takhtajan，1997，1995，1980，1959）。有关Spiraeoideae亚科下所含类群的范围变化也很大，广义的Spiraeoideae含22属，其中中国产8属；而在A. Takhtajan 1997年的系统中，本亚科含18属（其中有两属为新增），中国产7属，广义Spiraeoideae中的*Quillaja*, *Kageneckia*, *Exochorda*, *Porteranthus*, *Vaquelinia*, *Lindleya*, *Lyonothamum*, *Guamatela*等8属被排除在外。同时，亚科下各类群从原始到进化的排序各家观点也不一致。东亚（尤其中国）是本亚科的现代分布中心之一（陆玲娣，1996），而这一地区本亚科植物的孢粉学除王伏雄等（1991）对其中5属5种进行过光学显微镜观察外，未见系统研究。本文主要报道国产Spiraeoideae 7属8种及已被移入Prunoideae中的*Exochorda racemosa*共计8属9种植物的扫描电镜孢粉学资料，以期为Rosaceae系统与进化研究提供基础资料。

一 材料和方法

本研究所使用的材料大部分采自中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）馆藏腊叶标本，一号由作者采自野外，凭证标本现存KUN。详细资料见表1。

表1 孢粉学研究材料及凭证标本一览表

Table 1 List of the materials and the voucher specimens of palynological study

Taxon	Voucher specimen	Location
Spiraea purpurea	T.T. Yu 17157	Zhengkang, Yunnan, 3 450m
Spiraea schochiana.	L. H. Zhou 175	Songming, Yunnan, 2 600m
Sibiraea augustata	T.T. Yu 15166	Lijiang, Yunnan, 2 400m
Aruncus gombalanus	Feng Guo - mei 6549	Deqin, Yunnan, 3 700 ~ 3 900m
Sorbaria arborea	Feng guo - mei 23419	Zhongdian, Yunnan, 3 300m
Physocarpus amurensis	Su Shan - ming 175	Wurumuqi, Xingjiang
Neillia serratisepla	Cai Xi - tao	Maguan, Yunnan, 1 400m
Stephanandra chinensis	Zhang Ze - yong 25318	Sichuan, 900m
Exochorda racemosa	Hangzhou Bot. Gard. 2003	Hangzhou, Zhejiang

方法：花粉制备采用G. Erdtman醋酸酐分解法。花粉经酸解处理后，首先制作花粉装片，在光学显微镜下观察花粉形状，萌发孔及外壁纹饰，测量花粉极轴和赤道轴的长度，

取 15 粒花粉平均值，以最小值至最大值表示变异幅度。花粉形态描述按照王伏雄等（1991）的标准进行。扫描电镜样品制备方式为：经分解的花粉以蒸馏水洗涤 2 次，用 35%至 100%酒精逐级脱水，然后将酒精花粉混合液滴于样品台上，喷金后于 KYKY Amray - 1000B 型电镜下观察照相，照相时使用的加速电压为 30kV。

2　观察结果

该亚科花粉为球型或近球形，极面观三裂圆形。花粉通常较小，极轴为 12.75 ~ 38.25 μm，赤道轴 12.75 ~ 33.66 μm。最小花粉见于 *Spiraea purpurea*，为 14.87（12.75 ~ 16.58）μm × 15.17（12.75 ~ 17.34）μm，最大花粉见于 *Physocarpus amurensis*，为 27.97（19.89 ~ 38.25）μm × 30.91（26.77 ~ 33.66）μm。按照 G. Erdtman 的分类标准，属于中偏小型花粉。三孔沟，内孔为长方形，部分种内孔明显外突。沟较长，两端较窄，*Physocarpus amurensis* 中观察到合沟现象，合沟出现时通常观察到三沟在一极汇合，在另一极常不汇合。外壁在光学显微镜下常模糊，扫描电镜下花粉外壁具穴状、皱波 - 穴状、条纹 - 穴状、条纹 - 网状、条纹状等数种纹饰。主要形态特征见表 2 和图版 I，II。

3　讨论

国产 Spiraoideae 共 7 属，我们每属选择 1 至 2 个种作为代表进行研究。从观察结果可见，该亚科花粉通常较小，最小花粉见于 *Spiraea purpurea*，为 14.87（12.75 ~ 16.58）μm × 15.17（12.75 ~ 17.34）μm，最大花粉见于 *Physocarpus amurensis*，为 27.97（19.89 ~ 38.25）μm × 30.91（26.77 ~ 33.66）μm，除 *Physocarpus amurensis* 的花粉较大外，其余多数具小型花粉。花粉外壁具穴状、条纹 - 穴状、条纹 - 网状、条纹状等数种纹饰。目前全科所观察到的纹饰除较为特化的刺状纹外，其余纹饰在该亚科均存在。Spiraeoideae 一向被系统学家认为是蔷薇科现存最原始的类群，由于该亚科存在原始的外壁纹饰，故孢粉学证据支持这一观点。

Walker（1976）通过对具代表性的 36 科原始被子植物花粉进行比较分析后认为，被子植物花粉外壁纹饰的演化规律为：自外壁光滑，无任何纹饰→具穴状（或蜂巢状）纹饰，和具沟（槽）状纹饰→表面粗糙不平、疮痂状纹饰→疣状、芽孢状纹饰→棒状、基柱状、刺状纹饰→皱波状、网状和条纹状纹饰。蔷薇科在其现有的穴状、条纹 - 穴状、条纹 - 网状、条纹状、刺状等数种纹饰中（周丽华等，1999），哪一种是它的原始外壁纹饰呢？要解决这个问题，我们需要联系该科最原始植物类群的外壁纹饰特征来加以考虑。首先，*Spiraea*、*Sibiraea*、*Aruncus*、*Sorbaria* 由于形态学方面具有多心皮分离、蓇葖果等特性，通常被认为是该亚科较原始的类群（俞德浚等，1974），但从其花粉的外壁纹饰看，多为条纹状；而其他心皮不完全分离，出现不同程度联合的类群如 *Neillia*、*Stephanandra*、*Physocarpus* 外壁纹饰为穴状或条纹状 - 穴状。如我们推测 *Spiraea* 等含多心皮分离、蓇葖果特征的类群具有的花粉外壁纹饰为 Rosaceae 花粉外壁的原始类型，即认为条纹状是蔷薇科花粉外壁的原始纹饰，而穴状较之进化，这将和上述一般被子植物花粉的外壁纹饰演化规律相左。尤其值得

表 2 绣线菊亚科的花粉形态

Table 2 Pollen morphology datas of Spiraeoideae specie

分类群 Taxa	极轴 Polar axis (P) (μm)	赤道轴 Equatorial axis (E) (μm)	极轴/赤道轴 P/E	花粉形状 Pollen shape	极面观 Amb	萌发孔(沟) Aperture	外壁纹饰 Exine sculpture	图版 Plate and figure number
Spiraea purpurea	14.87 12.75 ~ 16.58	15.17 12.75 ~ 17.34	0.98	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟 3 – colporate	条纹 – 网状 striate – reticulate	I: 1 ~ 2
Spiraea schochiana	14.76 12.75 ~ 17.09	14.28 12.75 ~ 16.32	1.03	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟 3 – colporate	条纹状,条纹平行 striate, striates parallel and fine	I: 3 ~ 4
Sibiraea augustata	16.47 14.03 ~ 18.36	16.35 15.3 ~ 18.07	1.00	球形 spheroidal	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟 3 – colporate	条纹状,条纹弯曲 striate, striates curved	I: 5 ~ 6
Aruncus gombalanus	16.93 15.13 ~ 19.38	16.60 14.79 – 18.11	1.02	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟 3 – colporate	条纹状,条纹平行 striate, striates fine and parallel	I: 7
Sorbaria arborea	17.51 15.56 ~ 18.36	17.03 14.79 ~ 18.11	1.03	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟 3 – colporate	条纹状,条纹稍弯曲 striate, striate slightly curved	I: 8 ~ 9
Physocarpus amurensis	27.97 19.89 ~ 38.25	30.91 26.77 ~ 33.66	0.90	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟合沟 3 – colporate, syncoporate	条纹状 – 穴状 striate – foveolate	II: 10 ~ 12
Neillia serratisepla	26.16 20.91 ~ 30.6	24.45 14.28 ~ 28.05	1.07	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟 3 – colporate	穴状 foveolate	II: 13 ~ 14
Stephanandra chinensis	17.49 14.53 ~ 19.09	18.31 14.03 ~ 21.17	0.96	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟 3 – colporate	穴状 foveolate	II: 15 ~ 16
Exochorda racemosa	24.07 22.30 ~ 25.25	22.33 20.4 ~ 23.46	1.08	长球形 prolate	三裂圆形 3 – lobed circular	三孔沟 3 – colporate	条纹状,条纹交错 striate, striates fine and interlocking	II: 17 ~ 18

加以考虑的是，上述国产 Spiraeoideae 原始属均为落叶类群，而该亚科的原始类群应为常绿者，常绿类群现分布于美洲，美洲现存的常绿类群花部又相当特化，故目前这一最原始属不能确定（陆玲娣，1996），所以难以推断条纹状是蔷薇科花粉外壁的原始纹饰。其次，目前综合多学科证据得出的系统学资料（Takhtajan，1997）中，*Neillia*、*Stephanandra*、*Physocarpus* 所属族 Neillieae 的排序位于 Spiraeoideae 之首，在 Spiraeeae 之前，这意味着 Neillieae 可能是蔷薇科较原始的植物类群，如前所述，其外壁纹饰为穴状，可以看出此中具有两个含义，一是蔷薇的原始外壁纹饰就是穴位；二是将 Neillieae 作为 Spiraeoideae 中的原始类群的排序得到孢粉学资料的支持。此外，一种观点认为 Rosacea 和 Dilleniaceae 具有某些共同特征，两者可能起源于共同祖先（俞德浚，1984a；Huchinson，1964），已经查明 Dilleniaceae 中存在的外壁纹饰主要是穴状和网状，未见条纹状（张芝玉，1987；Dickson，1982）；另一种观点认为 Rosaceae 通过 Spiraeoideae 中的最原始类群同虎耳草目中的 Cunoniaceae 相联系（Takhtajan，1997，1980，1959），Erdtman（1952）曾研究 *Cunonia* 属 3 种植物的花粉，指出它们的外壁纹饰模糊，分化程度低。那么，上述三方面的证据同时表明 Rosaceae 原始的外壁纹饰很可能是穴状。因此条网状和条纹状依次是较为进化的，由于刺状纹饰在 Rosaceae 中出现较少，仅见于 Rosoideae 的少数特化类群，不太可能是原始外壁纹饰，只可能是最进化的纹饰。综上所述，本文作者认为穴状是蔷薇科最原始的外壁纹饰，这一结果与整个被子植物花粉外壁纹饰的演化规律相符，同时从孢粉学角度支持 Takhtajan（1997）对 Spiraeoideae 亚科下各族与属的排序，说明 *Neillia*、*Stephanandra*、*Physocarpus* 不一定是从 *Spiraea* 衍生出来，而是很早就已出现的类群。

Hebda 等（1988）曾报道 *Aruncus sylvester* 的花粉形态，这一全北温带分布（样品取自北美）的种从形态、大小、外壁纹饰看几乎同国产的 *Aruncus gombalanus* 完全一致，花粉特征在间断分布的种间保持恒定从孢粉学角度说明该属的趋异程度较低，至少在花粉形态方面如此。

蔡继炯，俞中仁（1986）曾报道绣线菊属两种植物（*S. japonica*，*S. prunifolia*）的花粉形态，其外壁纹饰为条网状，本文报道的 *Spiraea purpurea* 也与此相似（但所具有的条纹性特别明显）；而 *Spiraea schochiana*（本文报道的另一种具原始复聚伞花序特征者）具条纹状纹饰，王伏雄等（1991）亦报道 *Spiraea blumei* 的花粉外壁具条纹状纹饰。*Spiraea* 为一世界广布上百种的大属，由于它具有多心皮分离，果为蓇葖果的特性，按照被子植物心皮和果实演化的一般规律，认为其系统位置较为原始（俞德浚，1984 b；陆玲娣，1996）。但就现有孢粉学资料分析，在现存 *Spiraea* 中，花粉外壁只有相对进化的类型（条网状和条纹状），而未见穴状原始外壁纹饰。说明该属及其属下种的分化程度有可能是比较高的。但这一推论有待进一步深入研究，因 *Spiraea* 所含种数较大，本属花粉形态的资料尚少，查明其是否具有穴状纹饰对确定 *Spiraea* 在 Spiraeoideae 中的系统位置很重要，此方面的工作值得进一步开展。

王伏雄等（1991）报道 *Stephanandra chinesis* 和 *Exochorda racemosa* 两种花粉外壁纹饰为条网状，而我们观察到的则为条纹状 - 穴状和条纹状，但穴状和细条网状有时难区分，这种情况在光学显微镜下尤为突出。

Exochorda 是系统位置上有争议的一个类群，一种意见根据心皮和果实的有关特性将其置 Spireaoideae，而花粉形态特征支持另一种意见，即将 *Exochorda* 从 Spiraeoideae 中分出

置于 Prunoideae 之下（周丽华等，1999），这样一来，原来由染色体基数 8 和 9 组成的亚科 Spiraeoideae（Darlington et Wylie，1955），由于将基数为 8 的 *Exochorda* 移至 Prunoideae 之下，染色体基数由原来的 8 和 9 同时出现而变为单纯的 9，这样 Spiraeoideae 亚科下各属之间的联系显得更为自然。

致谢 本研究承蒙中国科学院昆明植物研究所标本馆支持部分花粉材料，樊熙楷高级工程师协助进行扫描电镜观察和照相。

参考文献

王伏雄，钱南芬，张玉龙等，1991. 中国植物花粉形态. 北京：科学出版社。

吴征镒，1991. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究，增刊 IV.

周丽华，韦仲新，吴征镒，1999. 国产蔷薇科李亚科的花粉形态. 云南植物研究，**21**（2）：207～211

陆玲娣，1996. 中国蔷薇科绣线菊亚科的演化、分布——兼论世界绣线菊亚科植物的分布. 植物分类学报，**34**（4）：361～375

俞德浚，陆玲娣，谷粹芝等，1974. 中国植物志第三十六卷. 北京：科学出版社。

俞德浚，1984a. 西藏蔷薇科植物的区系特点和地理分布. 植物分类学报，**22**（5）351～359

俞德浚，1984b. 蔷薇科植物的起源和进化. 植物分类学报，**22**（6）：431～444

张芝玉，1987. 猕猴桃科的花粉形态及其系统位置的探讨. 植物分类学报，**25**（1）：9～23

蔡继炯，俞中仁主编，1986. 蜜源植物花粉形态与成分. 杭州：浙江科学技术出版社。

Darlington C D, Wylie A P, 1955. Chromosome atlas of flowering plants. London: George Allen and Unwin.

Dickson W C 1982. Pollen morphology of the Dilleniaceae and Actinidaceae. *Amer J Bot*, **69**（7）: 1055～1073

Erdtman G, 1952. Pollen morphology and plant taxonomy - Angiosperms, Stockholm Almqvist & Wiksells.

Hebda R J, Chinnappa C C, Smith B M, 1988. Pollen morphology of the Rosaceae of Western Canada. *Grana*, **27**: 95～113

Hutchinson J, 1964. The Genera of Flowering Plants, 1. Oxford: Clarendon Press.

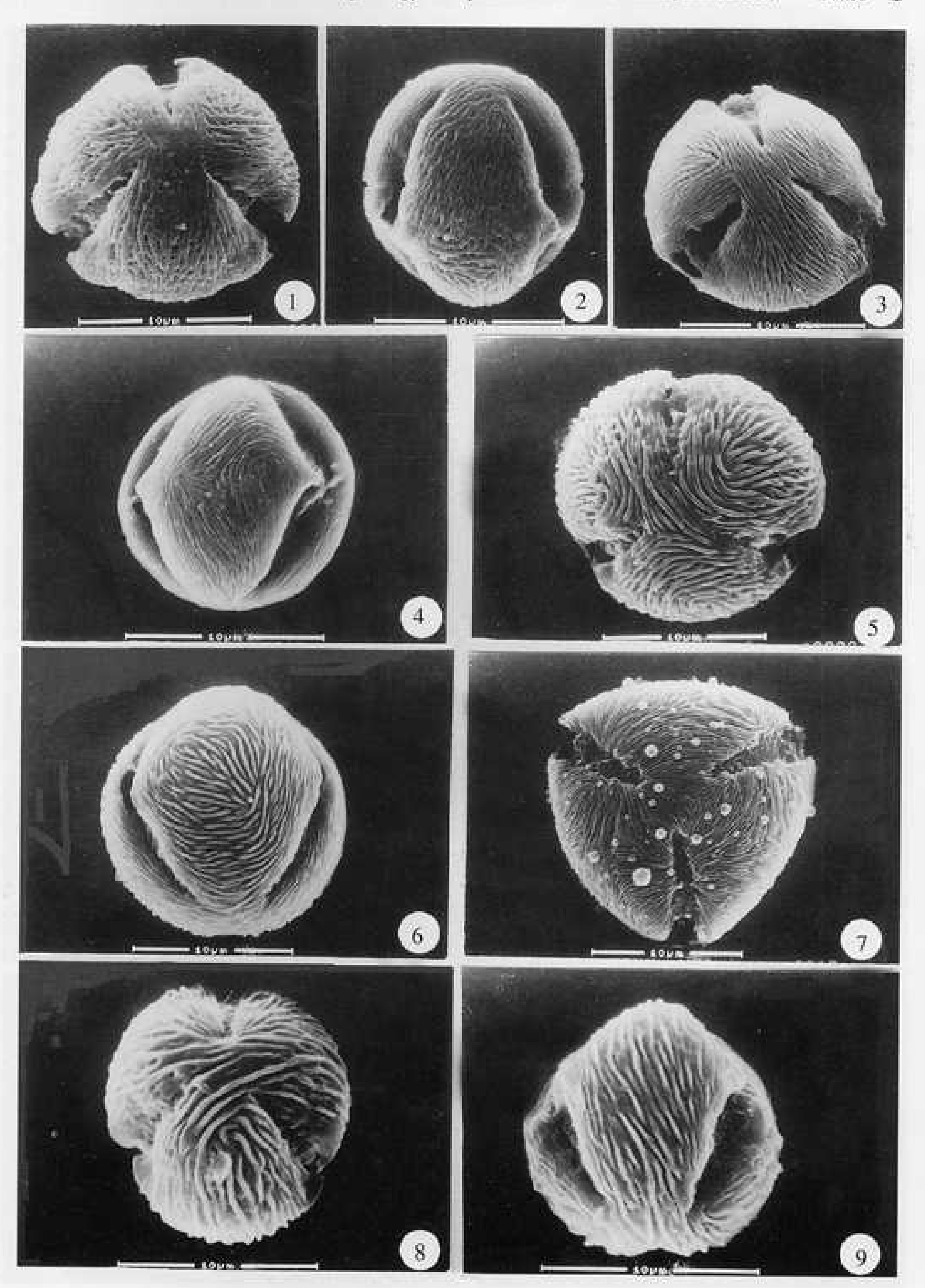
Takhtajan A L, 1959. Die evolution der angiospermen. Jena: Verlag von Gustav Fischer.

Takhtajan A L, 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot Rev*, **46**: 225～359.

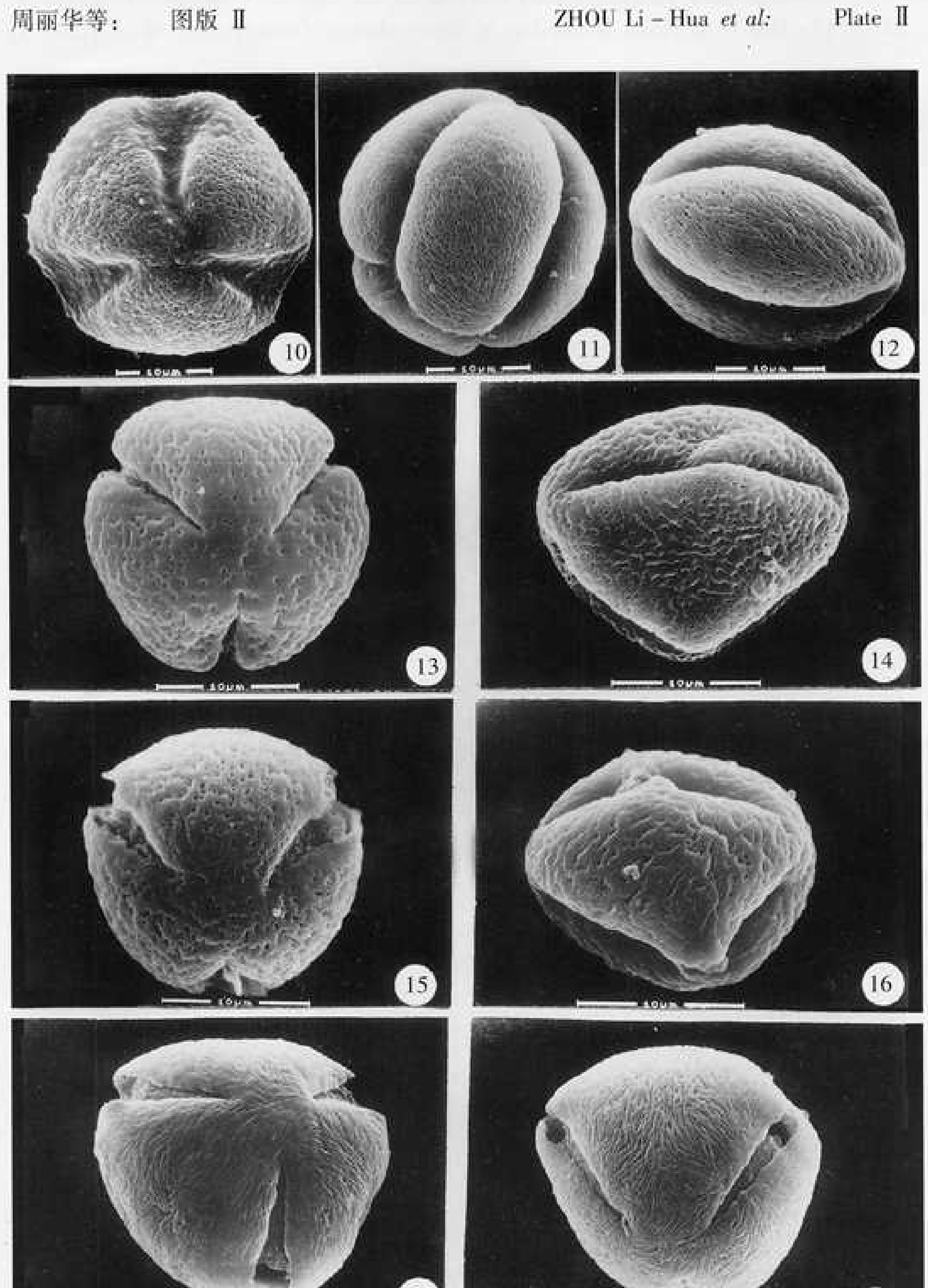
Takhtajan A L, 1995. Dictionary of generic names of seed plants. New York: Columbia Univ. Press

Takhtajan A L, 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press

Walker J W, 1976. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. Linnean Society Symposium Series Number I. Academic Press. Royal Botanic Gardens Kew, 251～308



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text